

УДК 576.895.121

**ПОЛИМОРФИЗМ И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
СПЕЦИФИЧНОГО ПАРАЗИТА КОРЮШЕК — ЦЕСТОДЫ
PROTEOCEPHALUS TETRASTOMUS (RUDOLPHI, 1810)
(CESTODA: PROTEOCEPHALIDEA)**

© Л. В. Аникиева,¹ Г. Н. Доровских²

¹ Институт биологии КарНЦ РАН

ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910

² Сыктывкарский государственный университет

E-mail: ¹ Anikieva@krc.karelia.ru

Поступила 16.07.2007

Изучена морфологическая изменчивость *P. tetrastomus* из европейской корюшки Ладожского оз. (бассейн Балтийского моря) и оз. Голубого (бассейн р. Печоры). Выделено 2 формы *P. tetrastomus* по типу строения члеников. Выявлены географические и биотопические различия в морфологических показателях *P. tetrastomus*. Полученные данные сопоставлены с опубликованными материалами по морфологии *P. tetrastomus* из европейской корюшки Нидерландов и азиатской корюшки залива Св. Лаврентия (Канада). Сделан вывод о том, что *P. tetrastomus* является полиморфным, сложно-структурированным видом. Высказана гипотеза о связи специфичности *P. tetrastomus* с характером изменчивости.

Настоящая работа продолжает серию публикаций авторов, посвященных внутривидовой изменчивости цестод рода *Proteocephalus* — паразитов разных экологических и эволюционных групп хозяев. Изучалась изменчивость паразита сиговых рыб *P. longicollis*, карповых — *P. torulosus*, окуня — *P. percae*, европейского сома — *P. osculatus*, хариусов — *P. thymalli*. Выявлен полиморфизм признаков, характеризующих основные функциональные системы цестод: прикрепления и трофико-репродукции. Установлено, что ключевую роль в формировании внутривидовой изменчивости цестод рода *Proteocephalus* играет фактор гостальности. В разных видах хозяев гельминты образуют экологические формы, морфологическая структура и разнообразие которых формируются под воздействием условий гостальной экологической ниши: систематического положения хозяина, особенностей его биологии и экологии. Показан широкий спектр гостальных различий между экоформами, проявляющийся в наборе фенотипов и их соотношении, а также в значениях количественных признаков (Аникиева, Доровских, 2001; Аникиева, Харин, 2003; Аникиева, 2004, 2005; Аникиева и др., 2004, 2005).

P. tetrastomus — специфичный паразит корюшек *Osmeridae*. В течение длительного времени протеоцефалюсы из корюшки неоднократно описыва-

лись под разными названиями или определялись как паразиты сиговых и хариусовых рыб, в связи с чем границы вида оказались размыты, а список хозяев и данные о его географическом распространении нуждались в дальнейшей проверке (Фрезе, 1965). Вильямс (Willemse, 1969) впервые установил, что у корюшки в Нидерландах могут обитать одновременно 2 морфологически различающихся вида. Один из них — специфичный паразит корюшки *P. tetrastomus* (Rudolphi, 1810). Другой — паразит лососевидных рыб *P. longicollis* (Zeder, 1800). Позднее оба вида были дифференцированы у европейской корюшки в бассейне Балтийского моря (Ботнического залива, Ладожского и Онежского озер) (Аникиева, 1998). В последние годы *P. tetrastomus* обнаружен у малоротой корюшки *Hypomesus transpacificus nipponensis* из оз. Сюва (Япония) и зубатой корюшки *Osmerus mordax* из залива Св. Лаврентия (Канада) (Scholz et al., 2004).

До наших исследований морфологическую изменчивость *P. tetrastomus* изучали с целью диагностики вида и его дифференциации от других видов рода. Установлено, что *P. tetrastomus* из *Hypomesus transpacificus* и *Osmerus mordax* различаются морфологически. Однако методами молекулярной генетики (секвенирование ITS2 в области rDNA) было показано высокое генетическое сходство между цестодами (99.9 %), что подтвердило их конспецифичность. Наряду с этим было выявлено различие в позиции одного нуклеотида (Т вместо G в позиции 378) (Scholz et al., 2004).

Целью настоящей работы явилось изучение внутривидовой изменчивости *P. tetrastomus* для выделения внутривидовых группировок и установления структуры вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовались 2 географически удаленные популяции *P. tetrastomus* из разных частей ареала европейской корюшки: Ладожском озере — крупнейшем олиготрофном водоеме Европы (бас. Балтийского моря) и оз. Голубом (бассейн р. Печоры), расположенном на северо-восточной периферии ареала хозяина. Это небольшой мезотрофный водоем, который в половодье соединяется с рекой. В Ладожском озере материал собран в 1992—1993 гг. Встречаемость *P. tetrastomus* составила 13.3 %, интенсивность инвазии 1—3 экз., индекс обилия 1.3 экз. В оз. Голубом материал собирали в 2001—2002 гг. Экстенсивность инвазии корюшки *P. tetrastomus* составила 100 %, интенсивность — от 2 до 283 экз., индекс обилия 39.9 экз.

Изучали качественные признаки (форма головного конца, форма половозрелых члеников, форма лопасти яичника), пластические (длина и ширина стробилы и половозрелых члеников, длина бурсы цирруса и яичника), счетные (число семенников) и относительные (отношение длины бурсы цирруса к ширине членика). Статистическая обработка выполнена стандартными методами (Плохинский, 1970). Значимость различий и их величину определяли соответственно по *t* и *F* критериям с уровнем $p < 0.001$ и по коэффициенту *CD* (Майр, 1971).

Всего исследовано из Ладожского озера 25 экз. половозрелых гельминтов, из оз. Голубого — 20 экз. Для сравнительного анализа использованы опубликованные данные по морфологии, а также рисунки и фотографии *P. tetrastomus* (Scholz, Hanzelova, 1998; Scholz et al., 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По типу строения члеников *P. tetrastomus* выделено 2 вариации: слабо краспедотная — Cr1 и с выраженными парусами, отходящими от заднего края членика, — Cr2; по форме яичника также 2 вариации: гантелевидная с лопастями яичника от овальной формы до почти округлой — O1 и усеченной пирамиды с лопастями яичника треугольной формы — O2. По сочетанию вариаций установлено 2 формы. Первая форма представлена вариациями Cr1 и O1. Она имела слабо краспедотную форму стробилы и гантелевидный яичник. Вторая форма включала особей с типом строения члеников Cr2. Она разнородна по признаку яичника и представлена двумя вариациями — гантелевидной O1 и треугольной O2 (рис. 1–3).



Рис. 1. *P. tetrastomus* из европейской корюшки, форма Cr1O1.

Fig. 1. *P. tetrastomus* from *Osmerus eperlanus*, form Cr1O1.

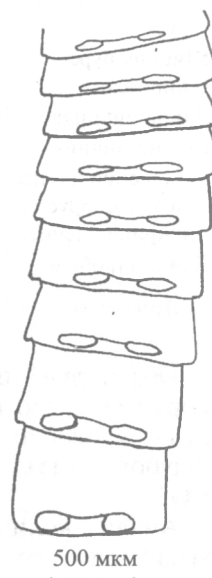


Рис. 2. *P. tetrastomus* из европейской корюшки, форма Cr2O1.

Fig. 2. *P. tetrastomus* from *Osmerus eperlanus*, form Cr2O1.

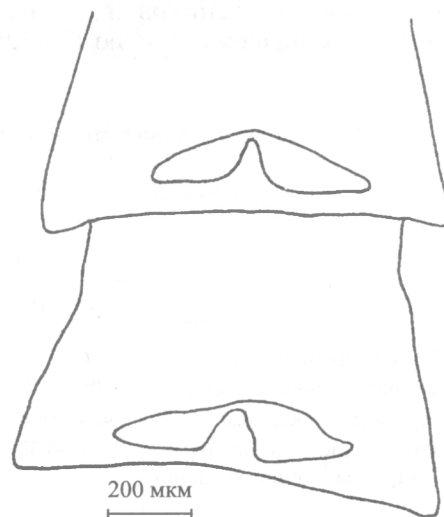


Рис. 3. *P. tetrastomus* из европейской корюшки, форма Cr2O2.

Fig. 3. *P. tetrastomus* from *Osmerus eperlanus*, form Cr2O2.

Таблица 1

Морфометрические показатели *Proteocephalus tetrastomus* из разных мест обитания европейской корюшки, мкм

Table 1. Measurements of *Proteocephalus tetrastomus* from two collection localities, μm

Признаки	Оз. Голубое				Оз. Ладожское			
	пределы	$\bar{X} \pm m$	CV	δ	пределы	$\bar{X} \pm m$	CV	δ
Ширина сколекса	316—430	346 ± 8	8.6	30	324—414	350 ± 10	8	28
Диаметр присосок	136—192	$160 \pm 4^*$	9.9	15.8	144—155	148 ± 1.5	3	4.6
Длина членика	226—734	511 ± 34	27.4	140	353—775	564 ± 37	25	142
Ширина членика	633—1413	880 ± 49	23	205	705—1270	930 ± 46	19	180
Число семенников	88—136	$107 \pm 4^*$	12.4	13.3	70—97	81.4 ± 2	10.5	8.6
Длина бурсы цирруса	158—203	$175 \pm 3^*$	7.2	12.7	162—282	213 ± 7	13.1	28
Ширина бурсы цирруса	45—67.8	54 ± 2	14.6	7.9	63—99	78 ± 3	13	10
Длина яичника	373—588	$452 \pm 15^*$	13.2	59	423—775	574 ± 27	18	103
Высота яичника	57—181	113 ± 8	29	33	71—211	140 ± 12	31	44
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	0.14—0.27	0.21 ± 0.01	16.6	0.04	0.17—0.33	0.24 ± 0.01	16	0.04
Длина стробилы	0.7—1.8	1.14 ± 0.09	35	0.39	0.6—1.7	0.93 ± 0.1	37	0.34

Примечание. * — различия достоверны.

Обе выделенные нами формы обнаружены в выборке из Ладожского озера. Форма со слабо краспедотным типом члеников доминировала, к ней отнесено 80 % особей. Вторая форма была малочисленна (20 %). Выборка из оз. Голубого оказалась представленной только одной формой с вариациями Cr2 и O2.

Анализ количественных признаков *P. tetrastomus* показал, что выборки различались границами варьирования и средними значениями диаметра присосок, числа семенников, длины бурсы цирруса и яичника (табл. 1). По коэффициенту изменчивости CV все признаки, за исключением ширины половозрелых члеников и длины бурсы цирруса, в обеих выборках были сходны. К низкому уровню (7—12%) относились ширина сколекса, диаметр

Таблица 2

Морфометрические показатели двух форм *Proteocephalus tetrastomus* из корюшки оз. Ладожского

Table 2. Measurements of two forms of *Proteocephalus tetrastomus* from the smelt of Lake Ladoga

Признаки	Cr 1 (n = 18)		Cr 2 (n = 7)		t1—t2
	пределы	$\bar{X} \pm m$	пределы	$\bar{X} \pm m$	
Длина стробилы, см	0.6—1.3	0.8 ± 0.07	1.3—1.7	1.5 ± 0.2	3.45
Ширина стробилы, мкм	705—987	836 ± 23.8	1057—1469	1189 ± 46	6.9
Длина яичника, мкм	423—669	535 ± 23	564—775	683 ± 44	3.0
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	0.21—0.33	0.25 ± 0.01	0.17—0.23	0.19 ± 0.01	3.43

присосок и число семенников; среднему (13–20 %) — длина лопастей яичника и отношение длины бursы цирруса к ширине членика; повышенному (21–30 %) — длина половозрелых члеников и высокому (35 %) — длина стробилы. По критерию Фишера размеры присосок и число семенников были более изменчивы в оз. Голубом, а длина и ширина бursы цирруса и длина яичника — в Ладожском озере. Коэффициент межпопуляционных различий CD, учитывающий различия между средними значениями признаков и характером их варьирования, составил для присосок — 0.6; числа семенников — 1.18, длины яичника — 0.75 и длины бursы цирруса — 1.04, что ниже принятого показателя подвидового различия 1.28 (Майр, 1971).

Установлено, что выделенные нами формы *P. tetrastomus*, исследованные из одной и той же выборки, взятой в сходные сроки в Ладожском озере, различались пластическими признаками (длиной стробилы, шириной половозрелых члеников, длиной яичника) и отношением длины бursы цирруса к ширине членика (табл. 2).

Выявлены более широкие границы варьирования признаков у формы *P. tetrastomus* Cr2 из оз. Голубого по сравнению с таковой из Ладожского озера, а также достоверные различия между ними в средних значениях 4 признаков — ширине члеников, числе семенников, длине бursы цирруса и размахе крыльев яичника. Форма из оз. Голубого отличалась меньшей шириной члеников и меньшими размерами репродуктивных органов — длины бursы цирруса и размаха крыльев яичника, но большим числом семенников (табл. 3).

Анализ опубликованных данных по морфологии *P. tetrastomus* (Willemse, 1969; Scholz, Hanzelova, 1998; Scholz et al., 2004) показал, что на рисунках и фотографиях *P. tetrastomus* из европейской корюшки *Osmerus eperlanus* из Нидерландов и Финляндии, а также малоротой японской корюшки *Hypomesus transpacificus nipponensis* из оз. Сюва представлена форма с типом строения члеников Cr2, а зубатой корюшки *Osmerus mordax* из залива Св. Лаврентия (Канада) — форма с типом строения члеников Cr1.

Оценка морфометрической изменчивости *P. tetrastomus* из разных видов хозяев (европейской и зубатой корюшки) выявила hiatus по 4 признакам.

Таблица 3
Морфометрические показатели формы *Proteocephalus tetrastomus* Cr2
из разных водоемов, мкм

Table 3. Measurements of the *Proteocephalus tetrastomus* form Cr2 from two collection localities, μm

Признаки	Оз. Ладожское		Оз. Голубое		t1–t2
	пределы	$\bar{X} \pm m$	пределы	$\bar{X} \pm m$	
Ширина сколекса	342–414	378 \pm 36	316–430	346 \pm 8	0.9
Диаметр присосок	144–155	150 \pm 1.7	136–192	160 \pm 4	2.3
Длина членика	423–740	528 \pm 72	226–734	511 \pm 34	0.21
Ширина членика	1057–1469	1189 \pm 46*	633–1413	980 \pm 45	3.1
Число семенников	77–90	85 \pm 3*	88–136	107 \pm 4	4.4
Длина бursы цирруса	211–282	236 \pm 16*	158–203	175 \pm 3	3.8
Длина яичника	564–775	683 \pm 44*	373–588	452 \pm 15	5.0
Отношение длины бursы цирруса к ширине членика	0.17–0.23	0.19 \pm 0.013	0.14–0.27	0.21 \pm 0.01	0.93
Длина стробилы	1.3–1.7	1.5 \pm 0.2	0.7–1.8	1.14 \pm 0.09	1.7

Таблица 4

Границы изменчивости признаков *Proteocephalus tetrastomus* из разных видов хозяевTable 4. Ranges of measurable characters of *Proteocephalus tetrastomus* from two host species

Признаки	Европейская корюшка			Зубатая корюшка
	Оз. Голубое (наши данные)	Оз. Ладожское (наши данные)	Нидерланды (Scholz, Hanzelova, 1998)	Залив Св. Лаврентия (Scholz et al., 2004)
Ширина сколекса	316—430	324—414	308—416	230—307
Диаметр боковых присосок	136—192	144—155	121—175	99—134
Длина членика	226—734	353—775	530—1100	—
Ширина членика	633—1413	705—1269	660—1375	496—560
Число семенников	88—136	70—97	61—106	33—58
Длина бursы цирруса	158—203	162—282	173—239	106—116
Ширина бursы цирруса	45—68	63—99	59—93	—
Длина яичника	373—588	423—775	195—715	—
Высота яичника	57—181	70—211	80—186	—
Отношение длины бursы цирруса к ширине члени- ка	0.14—0.27	0.17—0.33	0.14—0.28	—
Длина стробилы	0.7—1.8	0.6—1.7	До 2.4	—

Пределы показателей отношения длины бursы цирруса к ширине членика *P. tetrastomus* из зубатой корюшки полностью входили в диапазон варьирования этого признака *P. tetrastomus* из европейской корюшки, границы диаметра присосок были сдвинуты вправо (табл. 4). Границы изменчивости количественных признаков *P. tetrastomus* из разных мест обитания европейской корюшки, в значительной степени перекрывались. Наиболее сходны выборки шириной сколекса, шириной членика, отношением длины бursы цирруса к ширине членика и длиной стробилы (табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Современная диагностика вида *P. tetrastomus* базируется на типовом материале из Нидерландов. Ключевыми признаками *P. tetrastomus* являются членики трапезиевидной формы, неполовозрелые членики короткие и очень широкие, краспедотные, апикальная присоска редуцирована. Паразит *Osmenidae* (Scholz, Hanzelova, 1998). *P. tetrastomus* — пятый вид рода *Proteocephalus* с циркумбореальным (голарктическим) распространением.

Изучение внутривидовой изменчивости позволило выделить 2 формы *P. tetrastomus*, различающихся характером краспедотности члеников и вариациями яичника. К первой форме отнесены особи со слабо выраженной краспедотностью и гантелевидным яичником. Вторая форма включает особей с сильно выраженной краспедотностью. Она разнородна по признаку формы яичника и представлена двумя вариациями — гантелевидной и треугольной.

Проведенные нами исследования выявили географическую и биотопическую изменчивость вида, обусловленную обширным ареалом и полигосталь-

ностью. Наши данные и анализ качественных признаков *P. tetrastomus* по опубликованным рисункам и фотографиям показывают, что выделенные формы неравномерно распределены в ареале вида и симпатричны на части ареала. Обе формы присутствуют в европейской корюшке в Ладожском озере (бассейн Балтийского моря). В оз. Голубом (р. Печора, бассейн Баренцева моря) на северо-восточной периферии ареала европейской корюшки обитает только одна форма *P. tetrastomus* — с сильно выраженной краспедотностью и треугольной формой яичника. В японской малоротой корюшке и зубатой корюшке атлантического побережья Северной Америки *P. tetrastomus* представлен различными формами, что подтверждают морфологические и генетические различия между ними (Scholz et al., 2004).

Нами показано также, что между выборками *P. tetrastomus* из разных мест обитания и разных видов хозяев имеются существенные морфометрические различия. Одни и те же формы гельминта в разных водоемах достоверно различаются пластическими признаками, что может быть связано с различиями в условиях обитания и численностью паразита (Иешко, Аникиева, 1980). Значения коэффициента межпопуляционных отличий CD и высокое генетическое сходство *P. tetrastomus* из корюшек тихоокеанского и атлантического побережий (Scholz et al., 2004) свидетельствуют о наличии внутривидовых форм, не имеющих самостоятельного таксономического статуса. В целом полученные результаты позволяют отнести *P. tetrastomus* к полиморфным, сложно-структурированным видам.

По сравнению с другими видами цестод рода *Proteocephalus* — *P. torulosus*, *P. longicollis*, *P. percae* (Аникиева, 2004, 2005; Аникиева и др., 2004) паразит корюшек *P. tetrastomus* характеризуется меньшим числом полиморфных признаков и их вариаций. Он также отличается более узким диапазоном изменчивости пластических, счетных и относительных признаков (Аникиева, 1993, 1995). Анализ публикаций (Willemse, 1969; Scholz, Hanzelova, 1998; Scholz et al., 2004) и наши данные позволяют связывать узкую специфичность и относительную морфологическую стабильность *P. tetrastomus* с длительным периодом совместной эволюции паразита и хозяина — корюшек рода *Osmeridae*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят кандидата биологических наук Б. С. Шульмана за помощь в работе и кандидата биологических наук Э. И. Бознака, который определил видовую принадлежность корюшки из оз. Голубого.

Список литературы

- Аникиева Л. В. 1993. Морфологическая разнородность популяции *Proteocephalus percae* в водоемах Карелии. Паразитология. 27 (3): 260—268.
- Аникиева Л. В. 1995. Изменчивость паразита окуня цестоды *Proteocephalus percae* в ареале хозяина. Паразитология. 29 (4): 279—288.
- Аникиева Л. В. 1998. Цестоды рода *Proteocephalus* из корюшки *Osmerus eperlanus*. Паразитология. 32 (2): 134—140.
- Аникиева Л. В. 2004. Изменчивость и фенотипическая структура *Proteocephalus torulosus* (Cestoda: Proteocephalidae) — паразита карповых рыб. Паразитология. 38 (2): 171—179.
- Аникиева Л. В. 2005. Фенотипическая изменчивость паразита окуня — цестоды *Proteocephalus percae* (Müller, 1780) (Proteocephalidae) в разных частях видового ареала. Паразитология. 39 (5): 386—396.

- Аникиева Л. В., Доровских Г. Н. 2001. Фенотипическая изменчивость *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) из обыкновенного голяна (*Phoxinus phoxinus*). В сб.: Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 58—63.
- Аникиева Л. В., Харин В. Н. 2003. Фенотипическая структура и ее динамика на разных этапах репродуктивного периода *Proteocephalus osculatus* (Goeze, 1782), (Cestoda: Proteocephalidae) — паразита сома *Silurus glanis* L. Паразитология. 37 (3): 191—200.
- Аникиева Л. В., Харин В. Н., Спектор Е. Н. 2004. Полиморфизм и структура популяции *Proteocephalus longicollis* Zeder, 1800 (Cestoda: Proteocephalidae) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. Паразитология. 38 (5): 438—447.
- Аникиева Л. В., Румянцев Е. А., Пронин Н. М., Пугачев О. Н. 2005. Популяционная структура *Proteocephalus thymalli* — паразита хариусов. *Vestnik zoologii, Kiev. Supplement*. 19: 29—30.
- Иешко Е. П., Аникиева Л. В. 1980. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* — массового паразита сиговых рыб. Паразитология. 14 (5): 422—426.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Плохинский Н. А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 368 с.
- Фреze В. И. 1965. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М.: Наука. 538 с.
- Scholz T., Hanzelova V. 1998. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. *Studie AV CR, Academia, Prague*. 118 p.
- Scholz T., Marcogliese D. J., Bourque J.-F., Skerikova A., Dodson J. J. 2004. Occurrence of *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda: Proteocephalidae) in Larval Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) in North America: Identification of a Potential Pathogen Confirmed. *Journ. Parasitol.* 90 (2): 425—427.
- Willemse J. J. 1969. The genus *Proteocephalus* in the Netherlands. *Journ. Helminthol.* 42: 395—410.

POLYMORPHISM AND INTRASPECIFIC VARIABILITY IN THE CESTODE
 PROTEOCEPHALUS TETRASTOMUS (RUDOLPHI, 1810) (CESTODA:
 PROTEOCEPHALIDAE), A SPECIFIC PARASITE OF SMELT (OSMERIDAE)

L. V. Anikieva, G. N. Dorovskikh

Key words: fish parasite, Cestoda, *Proteocephalus tetrastomus*, polymorphism, variability.

SUMMARY

Morphological variability in the cestode *Proteocephalus tetrastomus* parasitizing smelt in Lake Ladoga (Baltic Sea basin) and Lake Goluboye (Pechora River basin) was studied. Two forms of *P. tetrastomus* differing in the proglottid structure, and two variations of the ovary were discriminated. Slightly craspedote individuals with a dumbbell-like ovary were included in the first group. The second group includes distinctly craspedote individuals. It is heterogeneous by the ovary shape and comprises cestodes with two variants of the latter, dumbbell-like and triangular. Both forms are present in the Lake Ladoga. The slightly craspedote form dominates, whereas the distinctly craspedote form is rare. In Lake Goluboye, *P. tetrastomus* is represented by the only form, distinctly craspedote with a triangular ovary. Differences in the morphometric parameters of the forms, as well as geographic and habitat distinctions, were determined. As compared to other studied cestode species of the genus *Proteocephalus* (*P. torulosus*, *P. longicollis*, *P. percae*), the smelt parasite *P. tetrastomus* has fewer polymorphic traits and their variations, and a much more restricted range of variability in the measurable, counting and relative characters. Analysis of literature (Willemse, 1969; Scholz and Hanzelova, 1998; Scholz et al., 2004) and original data suggest that the species is host-specific and relatively stable. It can be concluded, that *P. tetrastomus* is a polymorphic, complex-structured species.